

TERMORREGULACION Y EFICIENCIA DE INTERCEPCION DE LUZ EN *OPUNTIA PILIFERA* WEBER (CACTACEAE)

ZENON CANO-SANTANA
CARLOS CORDERO
EXEQUIEL EZCURRA

Centro de Ecología
Universidad Nacional Autónoma de México
Apdo. Postal 70-275
04510 México, D.F.

RESUMEN

Dado que la orientación de las superficies captadoras de la luz afecta tanto la intercepción de radiación fotosintéticamente activa (RFA), como la temperatura de los tejidos subyacentes, las plantas se ven enfrentadas al problema de ubicar dichas superficies de manera conveniente para mantener una adecuada captación de RFA sin alcanzar temperaturas excesivamente altas. En el Valle de Zapotitlán, Puebla, los cladodios expuestos al sol de *Opuntia pilifera* presentan en su mayoría inclinaciones entre 80° y 90°, así como azimuts preferentemente con dirección E-O. Este patrón es menos marcado en las plantas que crecen a la sombra de arbustos, en las que los cladodios presentan inclinaciones más variables y no tienen azimut preferencial. Dada la situación geográfica y el clima del área de estudio, se concluye que la disposición espacial de los cladodios de *O. pilifera* puede interpretarse como una solución adaptativa al conflicto entre captación de luz y termorregulación.

ABSTRACT

The orientation of photosynthetic surfaces affects the interception of photosynthetically active radiation (PAR), as well as the temperature of the photosynthetic tissues. Plants face the problem of displaying their photosynthetic surfaces in order to obtain adequate levels of PAR interception without reaching dangerously high temperatures. In the Zapotitlan Valley, Puebla (México), *Opuntia pilifera* cladodes exposed to direct solar radiation have inclinations chiefly between 80° and 90°, as well as a preference for an E-W orientation. This pattern is less marked in shaded plants, in which cladode inclination is more variable and which do not present a preferred azimuth. Given the geographic location and climate of the study area, the spatial display of *O. pilifera* cladodes is interpreted as an adaptive solution to the conflict between PAR interception and thermoregulation.

INTRODUCCION

La orientación de las superficies fotosintéticas afecta la intercepción de radiación fotosintéticamente activa (RFA), lo cual influye en la captación de CO₂ por las hojas (Moss & Musgrave, 1971; Monsi et al., 1973). Estudios realizados sobre varias especies de *Opuntia* han puesto en evidencia que la orientación observada de los cladodios terminales

en las plantas de este género maximiza la eficiencia de interceptación de RFA durante la temporada de crecimiento (Becerra-Rodríguez et al., 1976; Nobel, 1980a, 1980b, 1981, 1982a, 1982b). De esta manera es como, de acuerdo con la latitud a la que se desarrollen, la temporada de crecimiento y la estacionalidad de las lluvias, los cladodios se orientan diferencialmente e incrementan así la eficiencia de interceptación de luz (Nobel, 1986). Nobel (1982b) puso de manifiesto que al irradiar RFA horizontalmente a cladodios de *O. ficus-indica* inclinados 45°, éstos rotaron 16° incrementando la percepción de RFA. Sin embargo, de lo anterior surgen dos preguntas: (a) ¿cómo regulan la temperatura las plantas de *Opuntia* con esta arquitectura si el mecanismo de regulación por transpiración no se puede realizar en el día, ya que los estomas abren de noche?, y (b) ¿qué papel tiene la disposición de los cladodios en la termorregulación? Se sabe que varios procesos fisiológicos (tales como fotosíntesis, respiración, crecimiento y reacciones enzimáticas) son dependientes de la temperatura, y que a altos niveles de este factor dichos procesos se llevan a cabo a un nivel subóptimo (Street y Opik, 1984). En particular las plantas suculentas del desierto son marcadamente afectadas por la temperatura de los tejidos en su respuesta fisiológica y en su ecología (Hadley, 1972; Nobel, 1977). Esto se debe fundamentalmente al metabolismo ácido de estas plantas, conocido como "metabolismo CAM". En plantas suculentas, la captación de la energía solar se realiza durante el día, pero la apertura de estomas y la captación de CO₂ se realiza en la noche. Aunque esto evita la transpiración durante el día y confiere a las suculentas una alta eficiencia en el uso del agua, les impone también la imposibilidad de regular su temperatura durante el día a través de la transpiración, dado que los estomas se encuentran cerrados. Las cactáceas, por ejemplo, pueden presentar en sus tejidos de 10 a 15°C por encima de la temperatura del aire cuando se encuentran bajo luz solar directa. Esto ocasiona con frecuencia el sobrecalentamiento del tejido fotosintético, el cual puede alcanzar valores superiores a los 60°C durante el día (Gates et al., 1968; Gibbs y Patten, 1970). Frente a esto, ciertas características de las cactáceas tales como diámetro del tallo (Nobel, 1980b), la pubescencia apical y la alta densidad de espinas cerca de los meristemos (Nobel, 1978) pueden ser interpretadas como mecanismos reguladores de las altas temperaturas diurnas.

Dado que las preferencias de orientación e inclinación de los cladodios de *Opuntia* parecen ser el resultado de un compromiso entre incrementar la eficiencia de interceptación de luz y reducir los efectos dañinos de la radiación solar, se esperaría que la orientación de los cladodios en una determinada región reflejara las condiciones ambientales prevalecientes. En este sentido, el presente trabajo pretende analizar la orientación de los cladodios en *Opuntia pilifera* Weber, un nopal silvestre común en el Valle de Tehuacán, Puebla.

El primer objetivo planteado fue analizar la relación entre la temperatura y la eficiencia de interceptación de la luz en cladodios no sombreados orientados hacia puntos diferentes en *Opuntia pilifera*. El segundo, fue evaluar si las plantas adultas son capaces de orientar diferencialmente sus cladodios y de generar así una arquitectura capaz de resolver el compromiso entre la obtención de una adecuada cantidad de luz y la disminución de radiación solar directa captada durante las horas más calientes del día. Para abordar el segundo objetivo, se determinaron las preferencias de orientación e inclinación de cladodios en individuos sombreados y expuestos al sol de esta especie.

MATERIAL Y METODOS

Este estudio se llevó a cabo en el Valle de Zapotitlán Salinas, localizado al sureste del Estado de Puebla en México a 18°20'N y 97°28'W, el cual presenta un clima semi-árido y suelos rocosos y calizos. La vegetación dominante la constituyen matorrales xerófilos, a menudo crasicaules, que se mezclan con elementos de selva baja caducifolia espinosa. *Opuntia pilifera* Weber (Cactaceae) es una planta arborescente de hasta 5 m de altura que se distribuye en México en los estados de Puebla y Oaxaca (Bravo-Hollis, 1978).

En un individuo de *O. pilifera* expuesto al sol, se seleccionó un cladodio con orientación este-oeste (esto es, con sus caras hacia el este y el oeste), y otro con orientación norte-sur. Un cladodio más fue colocado con sus caras horizontales, perpendicular a los rayos solares del mediodía (esta especie no presenta cladodios horizontales por lo que fue necesario separar un cladodio de la planta e insertarlo artificialmente). Cada hora, desde las 6:30 hasta las 16:30 horas del día 20 de agosto de 1988 (hora solar local), a los tres cladodios se les determinó la temperatura interna y la externa en ambas caras, así como la del aire con un teletermómetro Cole-Palmer conectado a varios sensores de termocupa. La temperatura interna del parénquima de los cladodios se midió con un sensor punzante para tejidos blandos, con aguja de 15 cm de largo. Las externas se midieron con sensores circulares de 5 mm de diámetro especiales para superficies planas. Las del aire se tomaron con un sensor circular provisto de sombra externa. Asimismo, cada hora se midió la radiación solar con un sensor cuántico LI-COR Mod. LI-190SB y el azimut e inclinación del sol con una brújula de azimutales y un clisímetro.

Con los datos de posición aparente del sol obtenidos en el campo, se calculó la eficiencia de intercepción de luz (EIL) para los cladodios horizontales, los verticales con sus caras orientadas al este y oeste, y los verticales con sus caras orientadas al norte y al sur. La EIL es definida como la proyección del área foliar sobre un plano ortogonal a la dirección de la luz (esto es, la sombra de la hoja proyectada sobre un plano perpendicular a los rayos del sol), dividido por el área de la hoja. En la práctica ésta se calcula como el seno esférico del ángulo de incidencia de los rayos solares (θ , alternativamente, como el coseno esférico del ángulo entre la dirección de los rayos solares y la normal de la superficie foliar), cuya fórmula es (Ehleringer y Werk, 1986):

$$EIL = \text{sen}(\alpha) \cos(\beta) + \cos(\alpha) \text{sen}(\beta) \cos(\delta)$$

donde α es la elevación angular del sol, β es la inclinación de la hoja, y δ es la diferencia existente entre el azimut del sol y el azimut de la hoja. A partir de la EIL de los tres tipos de cladodios considerados se comparó la radiación neta interceptada.

Por otro lado se seleccionaron catorce individuos de *O. pilifera*, siete expuestos al sol y siete a la sombra de arbustos de mayor tamaño. En los catorce individuos se determinó la orientación e inclinación de todos los cladodios terminales con una brújula de azimutales y un clisímetro. Se midieron en total 169 cladodios en plantas expuestas al sol, y 115 en plantas a la sombra de arbustos. Los arbustos bajo los cuales se encontraron individuos de *O. pilifera* fueron todos leguminosas caducifolias, pertenecientes a las siguientes especies: *Acacia constricta* Benth., *Cercidium praecox* Harms y *Prosopis*

laevigata M. C. Johnst. Se aplicó una prueba de G para determinar si existían diferencias en la orientación e inclinación de los cladodios entre plantas sometidas a sol y sombra. Asimismo se aplicaron las respectivas pruebas de G para determinar si existían preferencias por cierta orientación e inclinación en los cladodios de *O. pilifera*. Las medias y las desviaciones estándar de los datos angulares fueron calculadas por medio de estadísticas circulares (Batschelet, 1981).

RESULTADOS

Las mayores temperaturas internas se observaron en el cladodio horizontal a partir de las 10:30 horas (Fig. 1), llegando este cladodio incluso a presentar 10°C más que los cladodios orientados verticalmente. Los cladodios este-oeste presentan las temperaturas más altas, como es esperado, por la mañana y por la tarde, ya que éstas son las horas en las que reciben la mayor incidencia de los rayos solares. Los cladodios con orientación norte-sur, por su parte, muestran temperaturas más bajas respecto a los otros cladodios, siendo la interna prácticamente igual a la del aire. Las temperaturas externas presentan un patrón similar al de las internas. Los datos completos de temperatura por cladodio y por hora se presentan en el Cuadro 1.

Las EIL y la radiación efectiva interceptada por los cladodios varían durante el día de la siguiente manera (Figs. 2 y 3): (a) Los cladodios horizontales presentan mayor EIL e interceptación de radiación de las 9:30 a las 14:30 horas cuando el sol se encuentra en su mayor elevación. (b) Los cladodios con orientación este-oeste registran mayor EIL e

Cuadro 1. Temperaturas medidas en cladodios de *O. pilifera* con diferentes orientaciones, y temperatura del aire a la misma hora.

Hora solar local	Cladodio horizontal			Cladodio este-oeste			Cladodio norte-sur			Temper. del aire
	Cara superior	Cara inferior	Parén-quima	Cara este	Cara oeste	Parén-quima	Cara norte	Cara sur	Parén-quima	
6:30	19.0	20.0	17.0	20.0	19.5	17.0	20.5	20.5	17.0	20.0
7:30	26.0	21.0	24.0	31.0	27.0	24.0	27.5	23.0	23.0	22.0
8:30	33.0	28.0	33.0	37.0	34.0	38.0	28.5	28.0	28.0	27.0
9:30	37.0	32.5	38.0	38.5	37.0	39.0	34.0	32.0	30.0	29.5
10:30	44.5	36.0	44.0	40.5	37.0	39.0	35.5	35.0	33.0	33.0
11:30	46.0	40.0	47.5	37.0	38.0	37.0	37.0	37.0	35.5	33.0
12:30	45.0	42.5	44.0	39.0	38.0	37.0	37.5	36.5	36.0	37.0
13:30	47.0	44.0	44.5	40.0	39.0	41.0	36.0	37.0	36.0	34.5
14:30	44.5	43.0	44.0	42.0	44.0	46.5	37.0	38.0	36.5	39.0
15:30	37.5	38.0	36.0	32.0	33.0	35.5	31.5	32.0	33.0	30.0
16:30	30.0	31.0	28.5	26.0	27.0	26.0	27.0	27.0	28.5	28.0

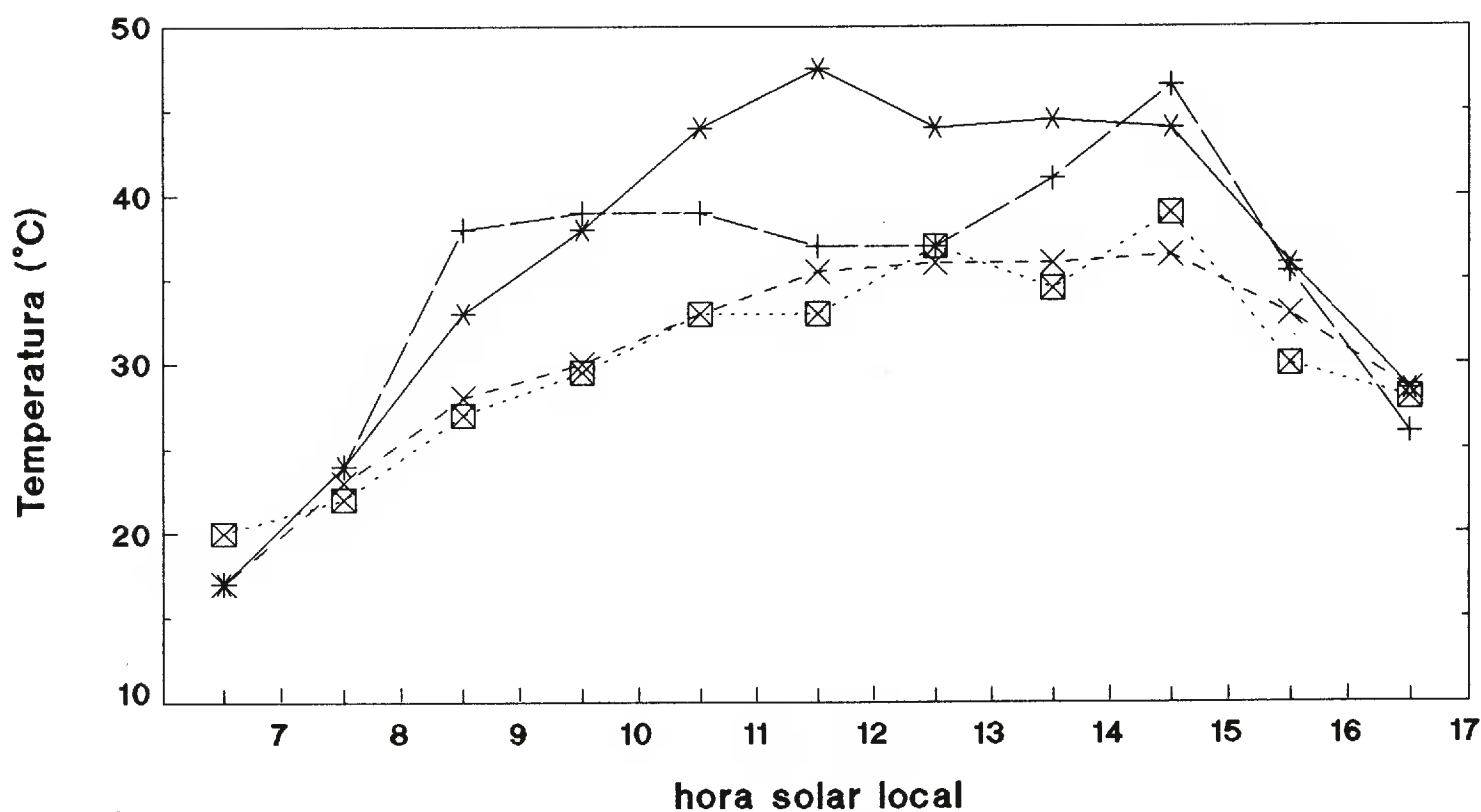


Fig. 1. Temperaturas del parénquima en cladodios con diferente orientación, comparadas con la temperatura del aire, para distintas horas del día. (*)=cladodios horizontales; (+)=cladodios verticales de azimut este-oeste; (X)=cladodios verticales de azimut norte-sur; (⊠)=temperatura del aire.

intercepción de radiación de las 6:30 a las 8:30 horas y después de las 15:30 horas. (c) Durante todo el día la EIL e intercepción efectiva de los cladodios con orientación norte-sur fueron relativamente bajas. En todos los casos, se presentó una caída drástica de la radiación neta a partir de las 15:10 horas, debido a que nubes densas ocultaron el sol.

Al comparar la radiación efectiva acumulada se encontró que ésta fue mayor en el cladodio orientado horizontalmente, intermedia en el cladodio con orientación este-oeste, y muy baja en el que está orientado al norte y al sur (Fig. 3). Puede notarse una tendencia de aumento en el cladodio orientado de este a oeste a partir de las 12:30 horas. No fue posible ver en el campo hasta qué tiempo continuaba esta tendencia debido a la presencia de nubes, las que impidieron completar las observaciones del ciclo diario. Sin embargo, es posible calcular la radiación acumulada por una superficie dada a lo largo del día por medio de modelos teóricos que simulan la marcha del sol y que han sido usados en otros trabajos (Ezcurra et al., 1991). Este modelo predice que en días soleados la cantidad total de radiación interceptada por un cladodio horizontal será de aproximadamente 50 a 60 moles/m², mientras que un cladodio vertical con azimut E-O interceptará de 38 a 45 moles/m², y un cladodio vertical con azimut N-S interceptará de 11 a 13 moles/m². Según Nobel (1982b), la menor intercepción de los cladodios verticales se ve compensada por una mejor

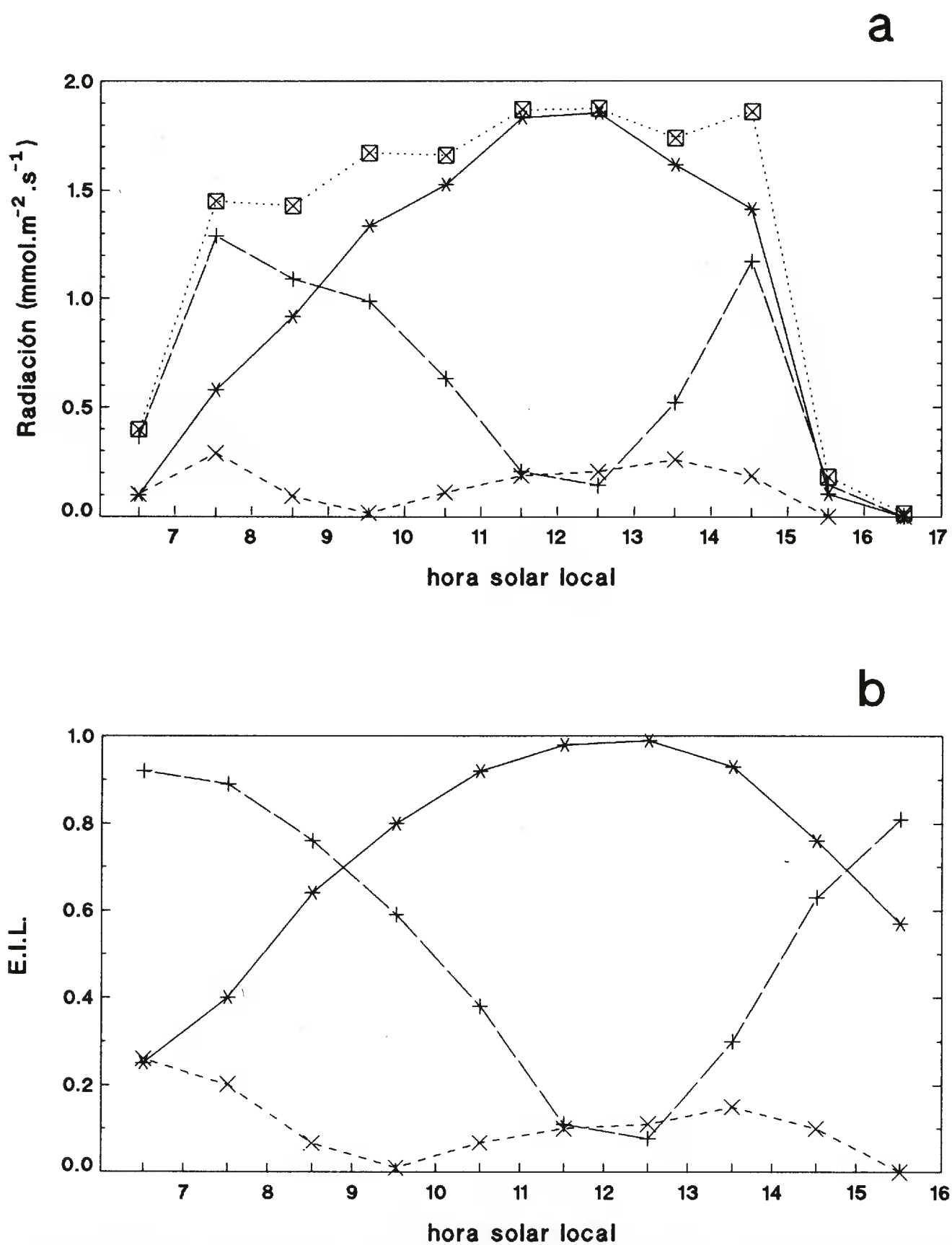


Fig. 2. (a) Radiación solar captada por cladodios con diferente orientación, comparada con la radiación solar directa incidente, para distintas horas del día. ($*$)=cladodios horizontales; ($+$)=cladodios verticales de azimut este-oeste; (\times)=cladodios verticales de azimut norte-sur; (\square)=radiación solar directa. La baja en la intensidad de radiación después de las 14.30 h se debió a la entrada de nubes al valle. (b) Eficiencias de intercepción de la luz (E.I.L.) para cladodios con diferente orientación, para distintas horas del día. ($*$)=cladodios horizontales; ($+$)=cladodios verticales de azimut este-oeste; (\times)=cladodios verticales de azimut norte-sur.

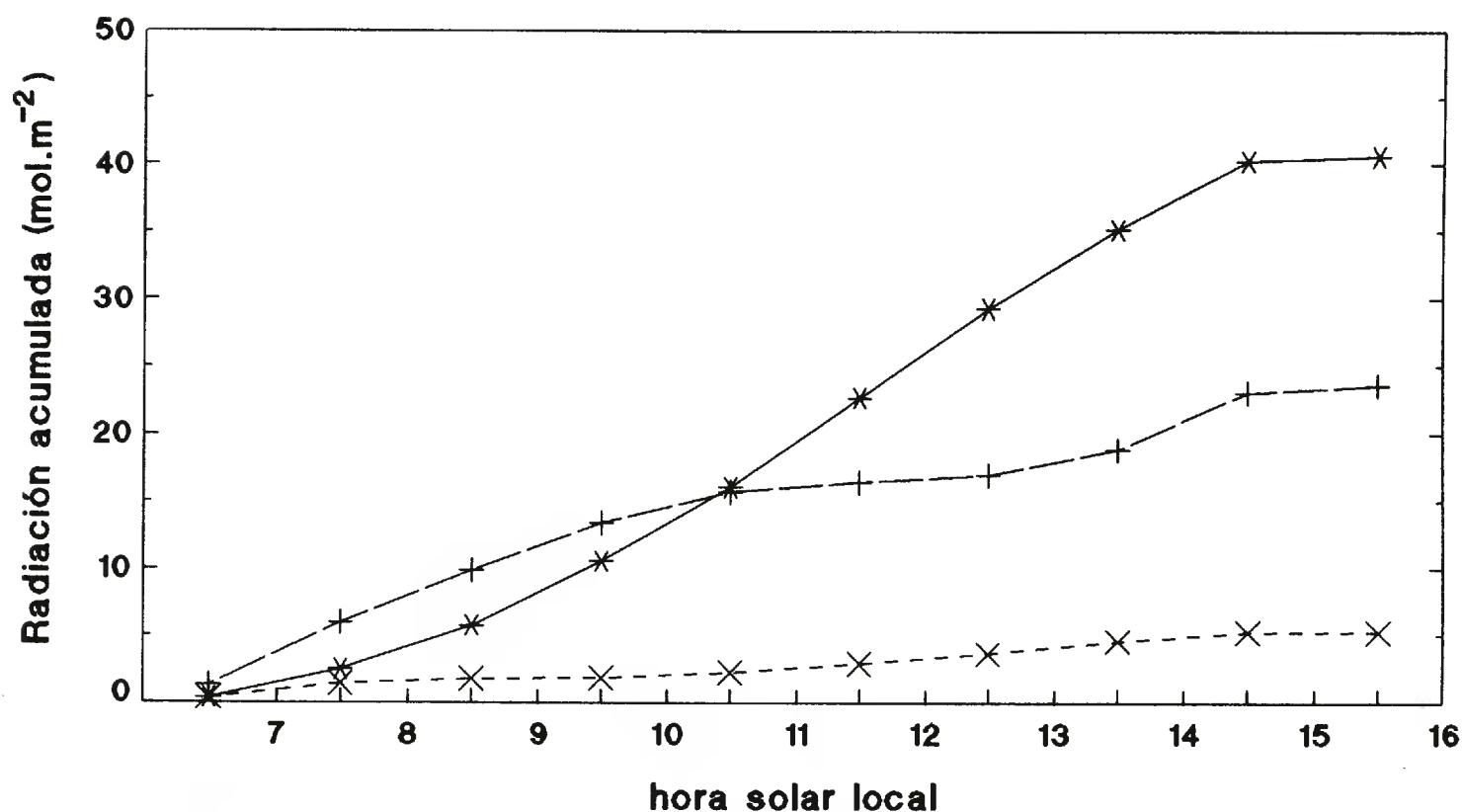


Fig. 3. Radiación solar directa acumulada, captada por cladodios con diferente orientación, para distintas horas del día. (*)=cladodios horizontales; (+)=cladodios verticales de azimuth este-oeste; (X)=cladodios verticales de azimuth norte-sur.

distribución de la luz interceptada en ambas caras del cladodio, mientras que la capacidad de fijación de energía lumínica de cladodios horizontales en ambientes altamente soleados puede verse saturada por el hecho de que la fijación la realiza una cara solamente.

El censo de 284 cladodios mostró que los cladodios de sol y de sombra difieren significativamente entre sí en sus orientaciones ($G=14.2$, 1 g.l., $P<0.001$) e inclinaciones ($G=11.7$, 3 g.l., $P<0.001$). Los cladodios de las plantas de sol son significativamente más verticales que los de las plantas de sombra (Fig. 4a). La inclinación media en las plantas soleadas fue de 79° (d.s. 9° ; ámbito de los datos 50 a 90°), mientras que en las plantas de sombra la inclinación media fue de 76° (d.s. 12° ; ámbito 30 a 90°). Al mismo tiempo, en las plantas de sol los cladodios se encuentran orientados con una frecuencia significativamente mayor con azimuts E-O que con azimuts N-S ($G=31.5$, 1 g.l., $P<0.001$), mientras que en las plantas de sombra la frecuencia de cladodios orientados con rumbo E-O no difiere de la de los orientados N-S ($G=0.01$, 1 g.l., $P>0.9$; ver Fig. 4b). Aunque en las plantas sombreadas los cladodios en conjunto no mostraron un azimuth preferente, los de una planta individual sí lo hicieron (la planta no. 2 presentó 22 cladodios E-O y 3 cladodios N-S; $G=14.4$, 1 g.l., $P<0.001$).

En ambos tratamientos (sol y sombra) se encontraron tendencias significativas en los ángulos de inclinación: los cladodios verticales son mucho más frecuentes de lo

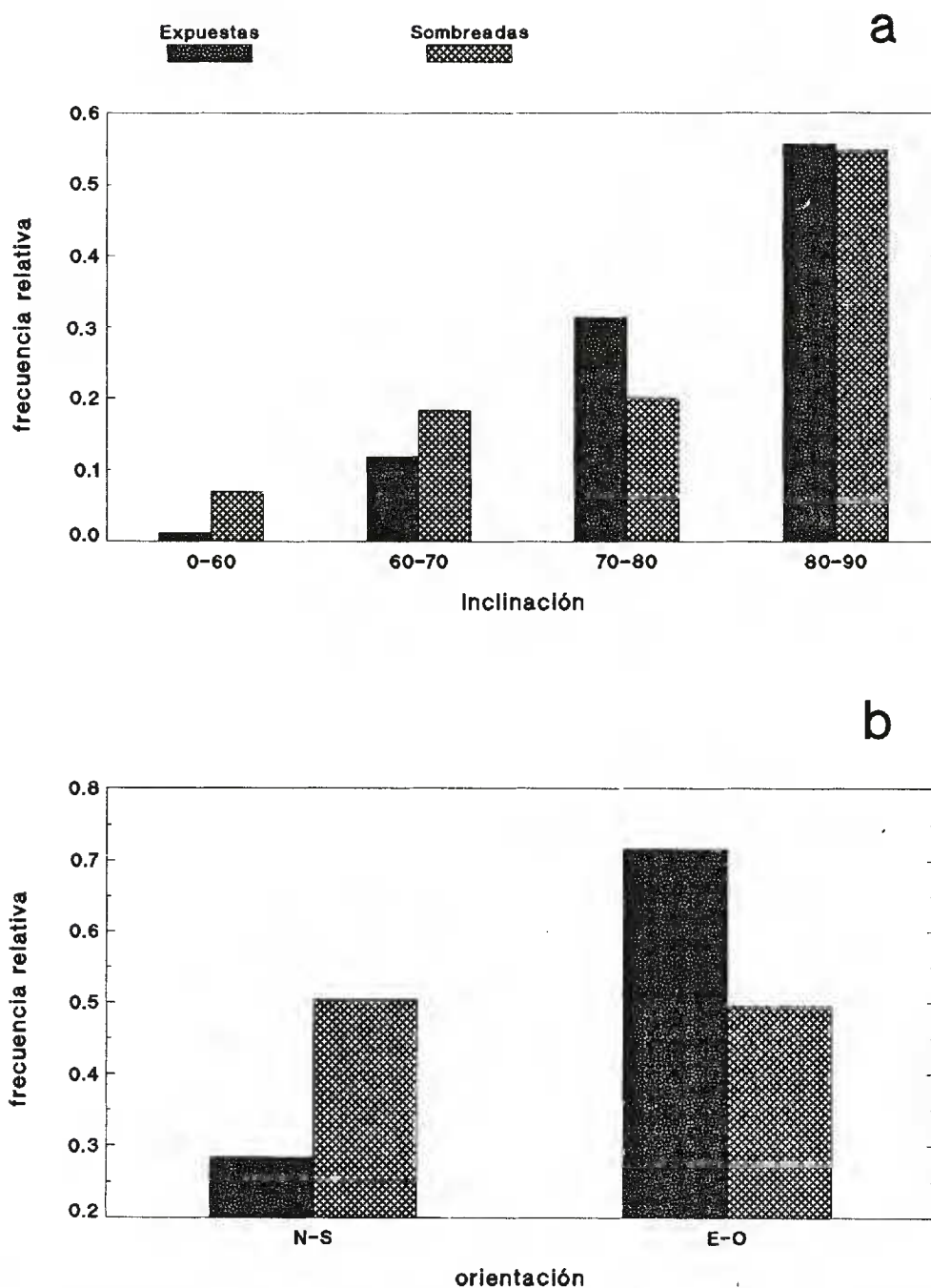


Fig. 4. (a) Distribución de las inclinaciones de los cladodios de *O. pilifera* en cuatro categorías de frecuencias: cladodios verticales (entre 80° y 90°); cladodios entre 70° -80°; cladodios entre 60° -70°; y cladodios con otras inclinaciones (<60°). (b) Distribución observada de las orientaciones horizontales (azimuts) de los cladodios de *O. pilifera*. Los diferentes achurados de las barras indican las frecuencias relativas de plantas soleadas ($n=169$ cladodios) y de plantas a la sombra de arbustos ($n=115$ cladodios).

esperado al azar, mientras que los cladodios con inclinaciones inferiores a los 60° son casi inexistentes en las plantas soleadas, y raros en las de sombra ($G=472.5$, 3 g.l., $P<0.0001$ para plantas soleadas y $G=272.4$, 3 g.l., $P<0.0001$ para plantas de sombra).

DISCUSION Y CONCLUSIONES

Los cladodios horizontales no existen en *O. pilifera*. Estos siempre son verticales con ángulos de inclinación entre 50 y 90° en plantas soleadas, y entre 30 y 90° en plantas

a la sombra. En ambos casos, la mayor parte de los cladodios presenta inclinaciones entre 80 y 90°. Esto, al parecer, es una respuesta evolutiva a los serios problemas de termorregulación que provoca la intercepción horizontal, puesto que al mediodía, cuando la temperatura del aire es mayor y los rayos solares inciden en forma perpendicular, los cladodios horizontales pueden alcanzar temperaturas de hasta 47° C. En estas condiciones ciertas funciones fisiológicas suelen llevarse a cabo a un nivel subóptimo, como es el caso de la cinética enzimática, la respiración y la fotosíntesis (Daubenmire, 1979; Street y Opik, 1984). Bajo tales circunstancias es desventajoso para las plantas presentar una alta EIL y una alta radiación efectiva interceptada cuando las temperaturas elevadas ejercen una presión negativa sobre el proceso de la fotosíntesis. Otra especie de *Opuntia* del Valle de Zapotitlán, *O. puberula* Pfeiffer, presenta cladodios horizontales, pero éstos se encuentran en lugares muy sombreados donde la temperatura permanece más baja y donde es absolutamente necesario incrementar el EIL (E. Ezcurra, observación personal). Los cladodios postrados de *O. puberula*, conocida como "nopal de culebra", son comunes en la sombra de las selvas bajas de Sinaloa (Bravo-Hollis, 1978).

Los cladodios con orientación norte-sur no sufren problemas de termorregulación, pero presentan baja EIL y baja radiación efectiva interceptada. Esta estrategia no es favorecida en la población de *O. pilifera* expuesta al sol, dada la ubicación del Valle de Zapotitlán (18°20'N) y su régimen de lluvias (en el verano). La orientación que le confiere más ventajas es la este-oeste, tal como ocurre con otras especies de *Platyopuntia* de regiones cercanas al ecuador con régimen de lluvias en el verano (Nobel, 1981, 1986). Se ha encontrado, por ejemplo, que individuos de *Opuntia* con cladodios con orientación este-oeste, cultivados en Chapingo, cerca de la Ciudad de México, en condiciones relativamente similares a las encontradas en el Valle de Zapotitlán, presentan mayor eficiencia en captación de luz, mayor número de frutos con mayor contenido de sólidos solubles, mayor producción de materia seca y emisión de mayor número de raíces que aquellos individuos con cladodios orientados de norte a sur (Becerra-Rodríguez et al., 1976). Este hecho explica que los cladodios de *O. pilifera* expuestos al sol presenten preferencia por una orientación este-oeste, de modo que obtienen una alta EIL sin tener graves problemas de temperatura, ya que ambas caras son irradiadas alternativamente durante el día por la mañana y por la tarde.

Las plantas sombreadas, como grupo, no mostraron un azimut preferencial en sus cladodios, los cuales se encontraron menos verticales que los de las plantas expuestas al sol. Las razones de esto parecen estar vinculadas con la eliminación de la radiación solar directa por el arbusto: al disminuir la cantidad de radiación directa interceptada por los cladodios, la luz difusa aumenta su importancia relativa en el proceso de fotosíntesis. Bajo estas condiciones, las ventajas relativas de un azimut E-O y de una inclinación vertical desaparecen. Sólo una planta mostró aun bajo condiciones de sombra un azimut orientado significativamente con rumbo E-O. Las razones de tal comportamiento pueden ser varias: por un lado, podría ser que el arbusto que proporcionaba sombra a esta planta fuera de copa menos densa que los demás. Por otro lado, dado que en esta especie los nuevos cladodios tienden a mantener la orientación del cladodio del cual brotaron, la orientación de la planta en cuestión podría ser resultado de la disposición espacial del cladodio fundador. Finalmente, no podemos descartar la posibilidad de que la orientación observada sea sencillamente resultado de variación aleatoria dentro del grupo, el cual, como tal, no presentó orientación preferencial.

En conclusión, el patrón observado sugiere que la orientación vertical con azimuts este-oeste que muestran los individuos de *O. pilifera* expuestos al sol es el resultado de un compromiso entre incrementar la eficiencia de intercepción de la luz y reducir los efectos dañinos de la elevada radiación solar y la alta temperatura que prevalecen en ambientes áridos.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Nora Martijena y Raúl Benet su participación en el trabajo de campo. Esta contribución fue financiada por el CONACyT y el Doctorado en Ecología del Centro de Ecología de la Universidad Nacional Autónoma de México.

LITERATURA CITADA

- Batschelet, E. 1981. Circular statistics in biology. Academic Press. London. 371 pp.
- Becerra-Rodríguez, S., F. Barrientos-Pérez y D. Díaz-Montenegro. 1976. Eficiencia fotosintética del nopal (*Opuntia* spp.) en relación con la orientación de sus cladodios. *Agrociencia* 24: 67-77.
- Bravo-Hollis, H. 1978. Las cactáceas de México. Vol. 1. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 743 pp.
- Daubenmiere, R. F. 1979. Ecología vegetal: Tratado de autoecología de las plantas. Limusa-Wiley. México. 496 pp.
- Ehleringer, J. R. y K. S. Werk. 1986. Modifications of solar-radiation absorption patterns and implications for carbon gain at the leaf level. In: Givnish, T.J. (ed.). On the economy of plant form and function. Cambridge University Press. Cambridge. pp.57-82.
- Ezcurra, E., C. Montaña y S. Arizaga. 1991. Architecture, light interception, and distribution of *Larrea* species in the Monte Desert, Argentina. *Ecology* 72: 23-34.
- Gates, D. M., R. Aldefer y E. Taylor. 1968. Leaf temperatures of desert plants. *Science* 159: 994-995.
- Gibbs, J. G. y D. T. Patten. 1970. Plant temperature and heat flux in a Sonoran desert ecosystem. *Oecologia* 5: 165-184.
- Hadley, N. F. 1972. Desert species and adaptation. *Am. Sci.* 60: 338-347.
- Monsi, M., Z. Uchijima y E. S. Spalding. 1973. Structure of foliage canopies and photosynthesis. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 4: 301-327.
- Moss, D. N. y R. B. Musgrave. 1971. Photosynthesis and crop production. *Adv. Agron.* 23: 317-336.
- Nobel, P. S. 1977. Water relations and photosynthesis of a barrel cactus, *Ferocactus acanthodes*, in the Colorado Desert. *Oecologia* 27: 117-133.
- Nobel, P. S. 1978. Surface temperatures of cacti - influences of environmental and morphological factors. *Ecology* 59: 986-996.
- Nobel, P. S. 1980a. Interception of photosynthetically active radiation by cacti of different morphology. *Oecologia* 45: 160-166.
- Nobel, P. S. 1980b. Morphology, surface temperatures, and northern limits of columnar cacti in the Sonoran desert. *Ecology* 61: 1-17.
- Nobel, P. S. 1981. Influences of photosynthetically active radiation on cladode orientation, stem tilting, and height of cacti. *Ecology* 62: 982-990.
- Nobel, P. S. 1982a. Orientation of terminal cladodes of platyopuntias. *Bot. Gaz.* 143: 219-224.
- Nobel, P. S. 1982b. Orientation, PAR interception, and nocturnal acidity increases for terminal cladodes of a widely cultivated cactus, *Opuntia ficus-indica*. *Am. J. Bot.* 69: 1462-1469.
- Nobel, P. S. 1986. Form and orientation in relation to PAR interception by cacti and agaves. In: Givnish, T. J. (ed.). On the economy of plant form and function. Cambridge University Press. Cambridge. pp.83-101.
- Street, H. E. y H. Opik. 1984. The physiology of flowering plants. Edward Arnold. London. 279 pp.